

原绿球藻——海洋生态学研究的新领域*

Prochlorococcus——A NEW STUDY AREA IN MARINE ECOLOGY

焦念志 陈念红

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

70年代末,超微型浮游植物(Picoplankton)的发现导致了水域生态系统群落结构认识上的一场革命。以聚球藻(*Synechococcus*)为代表的超微型浮游生物类群成为此后十几年海洋生态学家和生物学家们的研究热点之一,并获取了全球海洋的大量资料。人们对海洋能流分配、食物网结构的认识也随之加深了一大步。然而随着新技术、新方法的应用,一类细胞更小、意义更大的超微型类群——海洋原绿球藻(*Prochlorococcus marinus*)又被发现,并再次对以往的观点和概念形成冲击。原绿球藻独一无二的光合色素,独特的生态位及无可替代的生态学意义迅速引起全球范围内海洋科学家的极大关注。这一领域已成为90年代海洋生态学的热点之一。本文拟结合我们的工作对原绿球藻的发现、分类、生理学特征及生态学意义作一基本介绍。

1 原绿球藻的发现及其分类地位

Chisholm(1988)等在对北大西洋和太平洋浮游植物进行研究时,在真光层底部发现一种体积极小但数量极大,能够发出弱红色荧光的球状或棒状细胞。其细胞色素包括一种类似叶绿素a的色素,叶绿素b、 α 胡萝卜素及玉米黄质,因此属于绿藻属(Chlorophyta,叶绿素b是绿藻的特征色素);TEM观察其细胞为原核类,因此被认为一种原绿藻(Prochlorophyte)。但其色素组成和另外两种已知的原绿藻*Prochloron*和*Prochlorothrix*不同,即其

1995年第4期

叶绿素a的r-soret峰比通常的叶绿素a红移约8nm,而和二乙烯基叶绿素a(M. B. Bazzaz, 1982)相似,含有 α 胡萝卜素,而后者仅含 β 胡萝卜素。

与此同时,其他一些科学家也相继发现了类似的细胞。在北大西洋发现的“极小的红色荧光体”(Li. W. K. 等, 1988),在Sargasso海(Neveux, J. 等, 1989),发现的“绿色光合细菌”均和Chisholm所描述的细胞相似。Gieskes(1988)等根据水体色素特征也独立地预计到了海洋原绿球藻的存在。

以后的研究发现(Ralf Goerik 等, 1992),这种海洋原绿藻不仅其叶绿素a具有红移特征,其叶绿素b亦具有红移特征。对这两种色素分子结构的详细研究显示,以上两种色素均为相应正常叶绿素的二乙烯基衍生物。实际上,类似的色素在几年前(Gieskes, W. W. 等, 1983)曾被发现过。

由于这种原绿藻奇特的色素组成,尤其是二乙烯基叶绿素a和b(DVChla, DVChlb)的存在,使其难以划分到当时所知的任何分类组。Chisholm(1992)在1992年将几种大洋原绿藻分离培养,并由DNA排序确立了其系统发育地位,发现该原绿藻比其近亲*Prochloron*和*Prochlorothrix*更接近于聚球藻(*Synechococcus*),因此命名为海洋原绿球藻(*Prochlorococcus marinus*)。

* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第2569号。

原绿球藻的发现导致了其是否是叶绿体祖先的设想。B. Palenik(1992)和 Ena Urbach(1992)对三种原绿球藻进化起源的研究表明,已知的3种原绿藻均不是叶绿体的直接祖先,原绿藻本身也是蓝细菌的多元分枝。

2 原绿球藻的细胞显微结构与生理生态学特征

2.1 细胞显微结构

用落射荧光显微镜观察(Chisholm 等,1988),原绿球藻通常为球状或棒状。在分级过滤中,通常可以通过1 μ m滤膜,但可被0.2 μ m滤膜所保留。Andre(1993)采用折射指数法(Refractive index)测得几种培养原绿球藻的模型直径范围为0.54~0.67 μ m(平均0.6 μ m),而聚球藻为0.81~1.0 μ m(平均0.9 μ m)。透射电镜观察(Chisholm S. W. 等,1988)显示,其细胞中具有紧密挤压的类囊体(Thylakoids),而聚球藻中则具有占具较大空间的类囊体;细胞中没有细胞器。双光束流动细胞计(Flow cytometer, FCM)分析显示(Chisholm S. W. 等,1988),原绿球藻中不含藻红素和藻蓝素。以上特征确立了原绿球藻的原核属性。

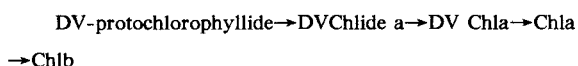
表1 4种原核藻类的比较

生物种、属名	<i>Prochlorococcus</i> 原绿球藻	<i>Prochloron</i>	<i>Prochlorothrix</i>	<i>Synechococcus</i> 聚球藻	
生境	海洋、自由生存	海洋,共生	淡水,自由生存	海洋,自由生存	
形态学	原核,单细胞球、柱状 细胞~0.6 μ m	原核、单细胞球形细胞 直径10~20 μ m	原核、多细胞柱状细胞 1 μ m宽	原核、单细胞球、柱状 细胞~1 μ m	
色素	$\frac{Chla}{Chlb}$	<1*	4~8	7.5	无 Chlb
	藻蛋白	-	-	-	+
	α -胡萝卜素	+	-	-	+
	β -胡萝卜素	痕量	+	+	-

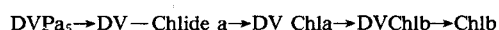
* 为 DVChla/DVChlb。在地中海发现的原绿球藻其 DVChla/DVChlb 约为 7。

2.3 生理生态学特征

原绿球藻奇特的色素组成使其成为光合生理学研究的良好材料,但这方面报道尚不多见。叶绿素生物合成途径至今尚未搞清,且可能是多样的(Rudischer, W. 等,1988)。Rudischer 曾提出一个以 DVChla 为中间体的合成途径(Rudischer, W. 等,1988):



Frédéric(1993)根据原绿球藻中含有类似 Protochlorophyllide 的 DVPa₅ 提出原绿球藻中叶绿素生物合成的可能途径:



尽管该途径尚属假设,但原绿球藻以 DVChla 作为主要

2.2 色素组成

在目前所研究的原绿球藻中,均含有 DVChla, DVChlb, α 胡萝卜素、玉米黄质及一种类似叶绿素 c 的色素。在至少一种原绿球藻中,当在强光照射下,其细胞中合成正常的叶绿素 b(R. Goericke 等,1993)。

原绿球藻中的 DVChla 比通常的叶绿素 a 的 γ -soret 峰红移 8~10nm,加之高浓度的 DVChlb 优化了原绿球藻对蓝光的吸收,这和它的主要生境,即蓝光(460~480nm)为主的深海相符。

原绿球藻中 DVChlb 的存在说明其它绿藻属(Chisholm, S. W. 等,1988)。 α 胡萝卜素存在对当前的化学进化观点是一个挑战,因为通常认为合成 ϵ 环类胡萝卜素(如 α 胡萝卜素)的能力是真核细胞的特性。

原绿球藻最显著的特征是以 DVChla 和 b 代替了正常的叶绿素 a 和 b。叶绿素 a 是目前其它所有野生真核和原核生氧光合自氧型生物体的主要光合色素,而 DVChla 仅在一种玉米突变体中作为主要的叶绿素被发现过(M. B. Bazzaz 等,1982)。表 1 示出了原绿球藻和其它三种原核藻类的比较。

光合色素这一发现对于了解叶绿素生物合成途径具有重大意义。

Frédéric(1993)还根据原绿球藻中对 DVChla 和 DVChlb 的分析预测了原绿球藻中 LHC II 可能的结构。Lisa R. Moore(1995)则研究了原绿球藻和聚球藻的比较生理学,详细探讨了光和温度对其生长、色素、荧光和吸收特性的影响。

3 自然生态学特征

3.1 地理分布

目前的研究主要集中于对北大西洋、中太平洋及地中海原绿球藻的研究,在西太平洋(A. Shimada 等,1993)

及红海(Marcel J. W. 等, 1993)亦有报道。

有关的研究结果显示,原绿球藻广泛存在于热带和亚热带海洋中,在近岸和河口稀释区亦有报道(Daniel Vaultot 等, 1990)。Robert J. Olson(1990)对北大西洋及百慕大群岛附近海域(北纬 30°~40°, 西经 62°~70°)的原绿球藻进行了系统的空间和时间分布研究,发现原绿球藻全年均大量存在,且其水体积生物量总是比聚球藻高。原绿球藻的分布受到海水温度的调控,当水温低于 17℃时,极少发现原绿球藻的存在。对地中海和 Rhone 河口稀释区的研究显示了不同的结果,在表层水温低于 14℃的情况下,仍可检测到大量原绿球藻的存在,这表明原绿球藻的生境有所分化。迄今,地中海是发现原绿球藻纬度最高的地区(~北纬 43°)。一般认为,随着纬度的升高,水温的下降,原绿球藻趋于消失。对于高纬度海域原绿球藻的分布尚需进一步研究。

3.2 垂直分布

原绿球藻在水体中的垂直分布随地理位置、季节及水文条件的变化而不同。根据已发表的文章,我们总结了以下几个特点:

(1)原绿球藻似乎总是追随氮跃层并位于氮跃层之上。在良好分层的海域,具有明显的氮跃层,这时原绿球藻形成表面下最大(Robert J. Olson 等, 1990; A. Shimada 等, 1993; Marcel J. W. Veldhuis 等 1990),位于真光层底部(I/I₁ ~ 1%)。

(2)在冬季纬度较高的海区,当硝酸盐在表面含量较高,分层不太明显或分层消失时,原绿球藻呈现和聚球藻相似的分布特征,即细胞数最大出现在表层(Olson 等, 1990; Daniel Vaultot 等, 1990)。

(3)在近岸的海区(河口稀释区或无分层区),原绿球藻呈现随深度均匀分布的特征(Daniel J. W. Veldhuis 等, 1990)。在北太平洋靠近 ALOHA 站(Lisa Campbell 等, 1994),具有季节变化的混合层,其原绿球藻的分布呈现出随深度均匀分布的特征。

以上分布特征显示了原绿球藻的两个调控因子,即氮营养盐和光。Vaultot(1992)对地中海原绿球藻的细胞周期分布的研究也显示氮和光是原绿球藻的两个控制因子。

4 研究状况及展望

4.1 生态学意义

原绿藻在海洋中的大量存在,说明它是海洋生态系统中极其重要的组成部分。虽然其粒度极小(体积大约为聚球藻的 1/3),但数量大大超过聚球藻(A. Shimada,

1995 年第 4 期

等, 1993; Marcel J. W. Veldhuis 等, 1990)(在贫营养海区高出约 1~2 个数量级),因此在上述海区,原绿球藻的生物量和初级生产力占有相当大的比重。研究显示(Chisholm 等, 1988; Marcel J. W. Veldhuis 等, 1990),原绿球藻是深海叶绿素极大分布区的主要贡献者。对 ALOHA 站(Lisa Campbell 等, 1994)(北纬 22°45', 西经 158°)微生物群落结构的研究显示,原绿球藻约占总的光合碳生物量的 40%。在 Sargasso 海(Ralf Goericke 等, 1994),原绿球藻约占总的色素生物量的 30%,约占总初级生产力的 25%。

超微浮游植物在 70 年代末的发现使许多科学家相信它是曾经引起争议的碳供需矛盾中“丢失的一环”(John G. Stockner, 1988)。超微浮游植物在热带及亚热带海洋中的相对稳定性显示其种群数量由捕食控制(Campbell, L., 1985)。原绿球藻和聚球藻是超微浮游植物中最重要的两个组分,在海洋生态系中具有生态位互补性。已有的研究显示,原绿球藻的生态地位比聚球藻更为重要。

4.2 展望

对原绿球藻的研究已取得了令人瞩目的成就,更深入的研究将孕育着光合生理学及进化学方面的重大发现。由于海洋面积的巨大,原绿球藻可能是地球上最大的生产者。原绿球藻的研究已引起全球范围内的海洋生物科学家的普遍关注,我国在此领域尚属空白,除了本文作者对中国东海的初步研究和正在胶州湾进行的研究,至今尚未看到任何有关原绿球藻方面的报道。相信在不远的将来,我国在该领域的空白将得到填补。

参考文献

- [1] Andre Morel *et al.*, 1993. *J. of Marine Res.* 51: 617-649.
- [2] A. Shimada, *et al.*, 1993. *Marine Biology* 115: 209-215.
- [3] B. Palenik, *et al.*, 1992. *Nature* 355: 265-267.
- [4] Campbell, L., 1985. *Eos* 66: 1314.
- [5] Chisholm, S. W., *et al.*, 1988. *Nature* 334: 340-343.
- [6] Chisholm, S. W., *et al.*, 1992. *Arch. Microbiol.* 157: 297-300.
- [7] Daniel Vaultot *et al.*, 1990. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1156-1164.
- [8] Ena Urbach, *et al.*, 1992. *Nature*, 355: 267-269.
- [9] Frederic Partensky *et al.*, 1993. *Plant Physiol.* 101: 285-296.
- [10] Gieskes, W. W. C., *et al.*, 1988. *J. Sea. Res.* 22: 123-137.
- [11] Gieskes, W. W., and G. W. Kraay, 1983. *Limnol.*

- Oceanogr.* 28:757-766.
- [12] John G. Stockner, 1988. *Limnol. Oceanogr.* 33(4):765-775.
- [13] Li, W. K. , and A. M. Wood, 1988. *Deep-Sea Res.* 35:1615-1638.
- [14] Lisa Campbell and H. A. Nolla, 1994. *Limnol. & Oceanogr.* 39(4): 954-961.
- [15] Lisa R. Moore, *et al.* , 1995. *Marine Ecology Progress Series* (In press).
- [16] Marcel J. W. Veldhuis *et al.* , 1990. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 68:121-127.
- [17] Marcel J. W. , *et al.* , 1993. *Netherlands Journal of Sea Research.* 31(2):135-145.
- [18] M. B. Bazzaz, *et al.* , 1982. *FEBS Letters* 138(1): 104-108.
- [19] Neveux, J. , *et al.* , 1989. *C. R. Acad. Sci. Paris* 3308:9-14.
- [20] Ralf Goericke and Daniel J. Repeta, 1992. *Limnol. Oceanogr.* 37(2):425-433.
- [21] Ralf Goericke and Daniel J. Repeta, 1993. *Limnol. Oceanogr.* 101: 307-313.
- [22] Robert J. Olson, *et al.* , 1990. *Deep-sea Res.* 37(6): 1033-1051.
- [23] Ralf Goericke *et al.* , 1994. *Deep-sea Res.* 40(11/12): 2283-2294.
- [24] Rudischer W, Schoch S. , 1988. Chlorophylls in TW Goodwin ed. , *Plant Pigments*. Academic press. New York, 1-59.
- [25] Vault D. , and F. Partensky, 1992. *Deep-Sea Res.* 39: 727-742.